

На правах рукописи

ЗАБОТИН Ярослав Игоревич

**ТКАНЕВАЯ И КЛЕТОЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ (АСОЕЛА)
В СВЕТЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ
(УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЙ АСПЕКТ)**

03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Казань – 2010 г.

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета Казанского (Приволжского) федерального университета.

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор
Голубев Анатолий Иванович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор
Дыганова Роза Яхиевна

доктор биологических наук
Тимошкин Олег Анатольевич

Ведущая организация:

Зоологический институт РАН

Защита состоится 17 февраля 2011 г в 14.00 на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при Казанском (Приволжском) федеральном университете по адресу: 420008, г. Казань, Кремлевская, 18.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Казанского (Приволжского) федерального университета.

Автореферат разослан «_____» января 2011 г

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Зелеев Р.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Бескишечные турбеллярии (Acoela) являются очень необычной группой беспозвоночных. Споры об их систематическом положении в царстве животных не утихают до сих пор. Одни зоологи считают эту группу наиболее примитивной из всех Bilateria (Беклемишев, 1964; Иванов, 1968; Иванов, Мамкаев, 1973), другие – вторично упростившейся (Remane, 1958; Ах, 1963; Ливанов, 1955; Малахов, 2004а, б).

Многие годы Acoela считались отрядом класса Turbellaria (Иванов, Мамкаев, 1973). У. Элерс (Ehlers, 1985) выделил Acoela вместе с близким отрядом Nemertodermatida в отдельный подтип Acoelomorpha. Многие современные исследователи на основе данных молекулярной биологии (по результатам анализа последовательности 18S рДНК) отделяют Acoelomorpha от типа Plathelminthes и считают их сестринским таксоном для всех остальных Bilateria (Ruiz-Trillo et al., 1999; Baguña et al., 2001; Baguña, Riutort, 2004). Молекулярные данные других авторов, напротив, свидетельствуют о монофилии типа Plathelminthes и о принадлежности к нему Acoela (Campos et al., 1998; Giribet et al., 2000). Таким образом, как среди морфологов, так и среди молекулярных биологов нет единой точки зрения на систематическое положение Acoela в животном царстве.

При выяснении филогенетических связей внутри таксона Acoela наиболее надежным критерием является строение полового аппарата, особенно ультраструктура сперматозоидов и наконечников бурс (Райкова, 1989а; Raikova et al., 1998а; Petrov et al., 2004, 2006; Петров, 2007а, б). К сожалению, еще далеко не у всех видов бескишечных турбеллярий изучены эти таксономически значимые элементы половой системы.

Несмотря на очевидную важность изучения организации бескишечных турбеллярий как ключевого таксона в эволюции Bilateria, морфология этой группы на ультратонком уровне до сих пор описана довольно слабо. В связи с этим любые ультраструктурные исследования различных тканей и систем органов Acoela всегда являются актуальными.

Цель и задачи работы. Цель работы – электронно-микроскопическое исследование бескишечных турбеллярий (Acoela) для расширения представлений об их организации и решения спорных вопросов систематики и филогении. Для достижения этой цели решались следующие задачи:

1. Изучение ультраструктурных особенностей эпидермиса, паренхимы, сенсилл, нервной системы и половых клеток пяти видов Acoela.
2. Выяснение филогенетических отношений между четырьмя семействами Acoela (Isodiametridae, Otocelididae, Sagittiferidae и Convolutidae) с использованием ультраструктурных признаков.
3. Выявление общих закономерностей эволюции Acoela и их филогенетического статуса на основании собственных и литературных данных.

Научная новизна результатов. Получены новые данные по ультраструктуре эпидермиса, паренхимы, сенсилл, нервной и половой систем пяти видов бескишечных турбеллярий. Два вида из Японии – *Symsagittifera*

japonica и *Amphiscolops* sp. – ранее с помощью электронного микроскопа не исследовались. Третий вид – *Otocelis rubropunctata* – также почти не изучен на ультратонком уровне. Расширены и дополнены сведения по ультраструктуре двух видов из Белого моря – *Archaphanostoma agile* и *Convoluta convoluta*. Впервые исследована ультраструктура эпидермиса *S. japonica* и *Amphiscolops* sp., паренхимы *O. rubropunctata*, *S. japonica* и *Amphiscolops* sp., нервной системы *A. agile* и *O. rubropunctata*. Описан новый тип организации пищеварительного синцития у *S. japonica*, три новых типа сенсилл у *O. rubropunctata* и *Amphiscolops* sp. и новый вариант строения аксонемы жгутика сперматозоида (возможно, аберрантный) у *A. agile*. Прослежены некоторые закономерности эволюции эпидермиса, паренхимы и половой системы Acoela. Исследована ультраструктура сперматозоидов и яйцеклеток четырех видов бескишечных турбеллярий. Впервые представлена полная картина сперматогенеза у *C. convoluta* и выявлены частные особенности оогенеза у четырех других видов. Расширены представления о филогенетических отношениях между четырьмя семействами Acoela. На основе ультраструктурных признаков полового аппарата подтверждено близкое родство Convolutidae и Sagittiferidae. Показано, что по ультраструктурным особенностям строения эпидермиса и половой системы семейство Otocelididae занимает промежуточное положение между примитивными Isodiametridae и более высокоорганизованными Convolutida. Учитывая своеобразие строения сперматозоидов Otocelididae, предложено сохранить за ними ранг самостоятельного семейства и не включать их в семейство Isodiametridae.

Положения, выносимые на защиту.

1. Все основные ткани и системы органов бескишечных турбеллярий (эпидермис, паренхима, нервная и половая системы) характеризуются многими примитивными особенностями, но вместе с тем обнаруживают тенденцию не к регрессивному, а к прогрессивному эволюционному развитию, которое проявляется в повышении степени интегрированности различных систем органов.

2. Клеточная организация Acoela отличается большим своеобразием, однако электронно-микроскопическое исследование не выявило оснований для выведения этого таксона из состава Plathelminthes.

3. Ультраструктура яйцеклеток и сперматозоидов, а также особенности оогенеза и сперматогенеза у бескишечных турбеллярий являются видоспецифичными признаками и могут быть использованы для филогенетических построений.

4. Представители трех семейств Acoela (Isodiametridae, Sagittiferidae и Convolutidae) характеризуются ультраструктурными различиями половой системы, специфичными для каждого из этих таксонов. Семейство Otocelididae является гетерогенным таксоном и нуждается в ревизии.

Теоретическая и практическая значимость. Проведено электронно-микроскопическое исследование морфологии пяти видов бескишечных турбеллярий из четырех семейств. Оригинальные ультраструктурные данные

позволяют по-новому оценить филогенетические отношения между четырьмя семействами Acoela и в целом расширить представления об организации и систематике этой важной в эволюционном аспекте группы беспозвоночных. Приводятся новые доказательства в пользу изначальной примитивности бескишечных турбеллярий и прогрессивного, а не регрессивного эволюционного развития этого таксона. Полученные данные могут быть использованы при составлении лекционных курсов «Зоология беспозвоночных», «Частная зоология беспозвоночных», «Сравнительная анатомия беспозвоночных», «Электронная микроскопия в филогенетике».

Апробация работы. Результаты исследований представлялись и обсуждались на итоговых научных конференциях Казанского государственного университета (2009, 2010), на семинаре Лаборатории эволюционной морфологии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 2010), на Всероссийской конференции с международным участием «Биоразнообразие беспозвоночных животных» (Томск, 2007), на Межуниверситетской конференции по современной биологии «Building the Future in Biology: Bio-News» (Казань, 2008), на Международной конференции «SymBioSE 2009: 13th Annual Symposium for Biology Students in Europe» (Казань, 2009), на X Съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, 2009), на V Поволжской Гидроэкологической конференции «Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья» (Казань, 2009), на Всероссийской научной конференции с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2009), на III Всероссийском с международным участием конгрессе студентов и аспирантов-биологов «Симбиоз-Россия 2010» (Нижний Новгород, 2010), на Международной научной конференции «Проблемы экологии: чтения памяти профессора М.М. Кожова» (Иркутск, 2010), на XI Всероссийской конференции с международным участием «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Санкт-Петербург, 2010), а также на семинарах Лаборатории исследования поведения, эволюции и окружающей среды Окаямского университета (Окаяма, Япония, 2005-2006), на семинаре Морской биостанции Хиросимского университета (Мукаисима, Япония, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, в том числе две статьи в рецензируемых журналах из перечня ВАК. Одна статья принята к печати.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка цитированной литературы (246 источников, из них 170 на иностранных языках) и приложения. Работа изложена на 212 страницах, включая 90 рисунков.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю профессору А.И. Голубеву за постоянное внимание, ценные указания и советы в ходе работы над диссертацией. Автор благодарит всех преподавателей и сотрудников кафедры зоологии беспозвоночных КФУ за проявленное участие, особенно доцента Л.В.

Малютину, ассистента М.М. Сальникову, ст. инженера Л.Л. Зоткина, инженера Л.Р. Валидову, а также студентку Е.Е. Чернову за помощь при подготовке образцов для электронной микроскопии и за техническую поддержку на разных этапах исследования. Особую благодарность автор выражает заведующему кафедрой зоологии беспозвоночных КФУ доценту Р.М. Сабирову за помощь в сборе материала и ценные замечания по работе. Автор также признателен профессору К. Ясуи (Хиросимский университет, Япония), профессору М. Саигусе (Окаямский университет, Япония) и сотрудникам Мукаисимской биостанции Хиросимского университета за предоставленную возможность работы на биостанции и сбора материала.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ (АСОЕЛА). ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Данная глава содержит обзор литературы по морфологии бескишечных турбеллярий на светооптическом и ультратонком уровне. Приводятся сведения по строению основных тканей и систем органов Acoela. Особое внимание уделяется признакам, имеющим филогенетическое значение.

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования были выбраны бескишечные турбеллярии пяти видов из четырех семейств: *Archaphanostoma agile* (Isodiametridae), *Otocelis rubropunctata* (Otocelididae), *Symsagittifera japonica* (Sagittiferidae), *Convoluta convoluta* и *Amphiscolops sp.* (Convolutidae).

Сбор материала производился с июня по август 2007-2010 гг. Представители *Archaphanostoma agile* и *Convoluta convoluta* были собраны на литорали о-вов Виченная Луда и Сидоров (Керетский архипелаг, губа Чупа, Белое море, Россия). Остальные три вида были собраны на о-ве Мукаисима (префектура Хиросима, юг о-ва Хонсю, Внутреннее Японское море, Япония). Все черви были обнаружены в песчаном грунте и смывах с водорослей и зафиксированы целиком в 1% глютаровом альдегиде на 0,1 М фосфатном буфере. Материал обрабатывался для трансмиссионной электронной микроскопии по стандартной схеме – дополнительная фиксация 1% раствором четырехокси осмия на 0,1 М фосфатном буфере, обезвоживание спиртовым рядом (от 30% до абсолютного) и ацетоном, заливка в эпоновую смолу. Ультратонкие срезы были получены с помощью ультрамикротомы «Reichert-Jung», контрастированы уранил-ацетатом и цитратом свинца. Просмотр и фотографирование срезов осуществлялись в лаборатории электронной микроскопии КФУ с помощью трансмиссионных электронных микроскопов JEM 7 и JEM 100 CX. В главе также приведены краткие характеристики пяти исследованных видов Acoela с указанием степени изученности их морфологии на ультраструктурном уровне.

ГЛАВА III. УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭПИДЕРМИСА, КОЖНЫХ ЖЕЛЕЗ И МУСКУЛАТУРЫ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ

Ультраструктура эпидермиса была исследована у четырех видов бескишечных турбеллярий – *Archaphanostoma agile*, *Otocelis rubropunctata*, *Symsagittifera japonica* и *Amphiscolops sp.* Покровы всех видов представляют собой однослойный эпидермис, лишенный базальной мембраны и слабо отграниченный от паренхимы.

Эпидермис *A. agile* относится к непогруженному типу, поскольку его клетки целиком лежат выше слоев мускулатуры. Наши данные подтверждают выводы Ю.В. Мамкаева (1967) и О.И. Райковой (1989а), однако свидетельствуют о наличии у *A. agile* и другого варианта строения покровов. Иногда клетки периферической паренхимы выходят на поверхность между эпидермальными клетками, сдавливая их (Zabotin, Golubev, 2008; Заботин, 2009а, б; Заботин, Голубев, 2009в, г). По нашему мнению, такое разнообразие строения эпидермиса свидетельствует о большой пластичности клеточной организации Acoela.

Эпидермис *O. rubropunctata* состоит из высоких узких клеток, ядросодержащие участки которых также не погружаются глубже мускулатуры. Поэтому, хотя А. Дорей (Dorey, 1965) описал покровы данного вида как погруженный эпидермис, вероятно, правильнее отнести его к непогруженному типу.

Ультраструктура эпидермиса двух японских видов – *Symsagittifera japonica* и *Amphiscolops sp.* – ранее не исследовалась. По нашим данным, оба этих вида обладают погруженным эпидермисом, типичным для их семейств – Sagittiferidae и Convolutidae. Эпидермальные клетки разделяются мускулатурой на две части – широкую и плоскую терминальную пластинку и базальную часть, содержащую ядро (Заботин, Голубев, 2009в, г).

Таким образом, у Acoela в ходе эволюции происходит смена непогруженного эпидермиса (как у *A. agile*) на погруженный (как у *S. japonica* и *Amphiscolops sp.*), причем промежуточное состояние демонстрируют покровы *O. rubropunctata*.

Наружная поверхность эпидермиса всех исследованных видов покрыта ресничками, корешки которых имеют строение, типичное для Acoela, однако не встречающееся у остальных групп плоских червей. Опорный аппарат реснички включает в себя мощный главный корешок, два очень тонких латеральных корешка и короткий задний корешок, от которого отходят тонкие постеролатеральные тяжи (терминология по О.И. Райковой, 1989а). Ультраструктурные различия корешков ресничек изученных видов заключаются в том, что у *A. agile* постеролатеральные тяжи практически не выражены, а у остальных трех видов они хорошо развиты.

В эпидермальных клетках трех видов (*O. rubropunctata*, *S. japonica* и *Amphiscolops sp.*) непосредственно под корешками ресничек располагается слой очень мелких прозрачных вакуолей. Вероятно, их скопления вместе с корешковым аппаратом образуют своеобразный гидростатический наружный

скелет. Следует также обратить внимание на их отсутствие у *A. agile*, представителя относительно примитивного семейства Isodiametridae. Вероятно, формирование гидростатического скелета из мелких вакуолей является апоморфией высших Acoela, и начинается оно уже у отоцелидид.

В покровах исследованных видов встречается четыре типа кожных желез – рабдоидные железы (в двух вариантах – например, у *O. rubropunctata* и *S. japonica*), железы с мелкими электронно-плотными гранулами (у *A. agile* и *S. japonica*), железы с хлопьевидным секретом (у *S. japonica*) и железы с сетчатым секретом (у *O. rubropunctata* и *Amphiscolops sp.*). Кроме того, в эпидермисе *S. japonica* присутствуют органы кожного вооружения – сагиттоцисты. Скорее всего, указанные типы секреторных клеток (кроме сагиттоцист, характерных только для семейства Sagittiferidae) формируются независимо в разных семействах Acoela.

Мускулатура *A. agile*, *O. rubropunctata* и *S. japonica* устроена по сходному плану и образована тремя слоями мышц – наружными кольцевыми, промежуточными диагональными и внутренними продольными. Вид *Amphiscolops sp.* отличается от остальных порядком расположения мышц – диагональная мускулатура залегает глубже кольцевой и продольной. Еще одна необычная особенность *Amphiscolops sp.* заключается в наличии у него косоисчерченной продольной мускулатуры. По-видимому, основные направления эволюционных преобразований мускулатуры бескишечных турбеллярий заключаются в упорядочении мышечных слоев и дифференцировке мускулатуры на гладкую и косоисчерченную у высших представителей отряда.

ГЛАВА IV. УЛЬТРАСТРУКТУРА ПАРЕНХИМЫ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ

У всех четырех видов бескишечных турбеллярий, изученных в настоящей работе, паренхима состоит из двух четко различимых зон – периферической и центральной.

Периферическая паренхима у всех исследованных видов состоит из трех или четырех типов клеток, различающихся по размеру, форме, плотности цитоплазмы, величине и характеру расположения ядра и других органелл. В клетках периферической паренхимы были обнаружены отдельные пищеварительные вакуоли. Это свидетельствует о том, что они также способны к фагоцитозу наряду с центральным синцитием.

Клетки центральной паренхимы выглядят однотипно – они довольно крупные, имеют овальную, вытянутую или амебоидную форму и часто образуют многочисленные отростки. Центральная область тела всегда имеет синцитиальное строение. В этом случае клеточные мембраны разрушаются, цитоплазма клеток объединяется, в результате чего синцитий представляет собой рыхлое скопление клеточных органоидов и пищеварительных вакуолей. Среди изученных нами видов такая организация пищеварительной системы характерна для *A. agile*, *O. rubropunctata* и *Amphiscolops sp.*

По строению центральной паренхимы *S. japonica* отличается от других видов благодаря наличию у синцитиальной массы мышечной обкладки, в состав которой входят дорсо-вентральные мышцы паренхимы и, вероятно, мускулатура стенки тела. У *S. japonica* таким способом достигается большая степень интегрированности различных тканей – в частности, паренхимы и мускулатуры, чем у остальных видов. Ранее подобная мускульная выстилка была обнаружена у центральной пищеварительной полости *Actinoposthia beklemishevi* (Райкова, 1987, 1989a).

В паренхиме *A. agile* и *O. rubropunctata* были обнаружены также секреторные клетки. Причем у *O. rubropunctata* железы периферической и центральной паренхимы различаются по типу секрета – в первом случае это мелкие плотные гранулы, во втором – небольшие прозрачные пузырьки. Вероятно, клетки первого типа выделяют секрет на поверхность тела, а второго – пищеварительные ферменты в синцитиальную массу.

Среди клеток паренхимы *S. japonica* и *Amphiscolops sp.* разбросаны симбиотические одноклеточные зеленые водоросли. К. Като (Kato, 1951) описал зооксантеллы *S. japonica* как *Carteria sp.*, зеленые водоросли порядка Chlamydomonadales, однако это нуждается в проверке. Видовая принадлежность симбионтов *Amphiscolops sp.* пока не установлена, однако по своему ультратонкому строению зооксантеллы двух этих видов различаются.

Подводя итог, основные этапы в развитии паренхимы Acoela и способов пищеварения можно представить следующим образом. Паренхима Acoela, скорее всего, представляет собой видоизмененный фагоцитобласт фагоцителлообразного предка, питавшегося исключительно с помощью фагоцитоза (Мечников, 1877; Иванов, 1968, 1971; Иванов, Мамкаев, 1973). Однако с увеличением размеров тела и соответственно размеров поглощаемой добычи только внутриклеточный способ пищеварения стал малоэффективен. Не имеющие кишечника Acoela «решили» эту проблему оригинальным способом – путем развития центрального синцития. Это предположение подтверждается также отсутствием синцитиальных структур у одного из наиболее примитивных представителей Acoela – *Paratomella rubra* (Smith, Tyler, 1985). У нескольких видов Acoela (например, у *Actinoposthia beklemishevi*) вместо центрального синцития образуется обширная пищеварительная полость (Мамкаев, 1965; Райкова, 1987). Другим примером специализации пищеварительной системы Acoela может служить наличие у *S. japonica* центрального синцития с мускульной обкладкой.

В целом, уникальная организация пищеварительной системы Acoela представляет собой результат приспособления к питанию крупной добычей при полном отсутствии кишечника. Подобные примеры наводят на мысль, что эволюция – это не «целенаправленное» движение к прогрессу, а скорее преодоление морфологических ограничений – порой самыми необычными способами. С другой стороны, отсутствие у Acoela кишечника и способность паренхимы к фагоцитозу сближает их с фагоцителлой И.И. Мечникова (1877). Это свидетельствует в пользу близости Acoela к предкам Bilateria, а не вторичного упрощения.

ГЛАВА V. УЛЬТРАСТРУКТУРА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ

5.1. Сенсиллы. У трех видов – *Otocelis rubropunctata*, *Symsagittifera japonica* и *Amphiscolops sp.* – в покровах было обнаружено шесть типов ресничных рецепторов, различающихся по количеству ресничек, наличию корешков и их форме, наличию микровиллей и подбазального тела. Как и в эпидермальных клетках, реснички сенсилл устроены по классической формуле 9+2. Контакты сенсилл всех типов с соседними клетками эпидермиса имеют сходный вид – в зоне соприкосновения мембраны рецепторных отростков имеют хорошо заметные утолщения.

1. *Одноресничные сенсиллы с тонким корешком.* Рецепторный отросток несет одну ресничку с длинным тонким поперечно-исчерченным корешком. Микровилли отсутствуют. Сенсиллы этого типа отмечены у *O. rubropunctata*. Они широко распространены в различных семействах Acoela (Попова, Мамкаев, 1987; Райкова, 1989а, б; Todt, Tyler, 2007).

2. *Одноресничные сенсиллы с тонким корешком и микровиллями* имеют одну ресничку, от которой отходят короткие микровилли. Корешок длинный, тонкий, поперечно-исчерченный. В базальной части корешка заметно вытянутое электронно-плотное тельце, возможно выполняющее дополнительную опорную функцию. Сенсиллы этого типа обнаружены у *O. rubropunctata* и описываются впервые. Предыдущими авторами они встречены не были.

3. *Одноресничные сенсиллы с толстым корешком.* Рецепторный отросток имеет одну ресничку, микровилли не были обнаружены. Корешок реснички очень мощный, толстый, покрыт характерной тонкой исчерченностью. Сенсиллы этого типа отмечены у *O. rubropunctata* и *Amphiscolops sp.* Они были описаны различными авторами у разных видов Acoela (Попова, Мамкаев, 1987; Райкова, 1989а, б; Todt, Tyler, 2007).

4. *Одноресничные сенсиллы без корешка* снабжены одной ресничкой, вокруг которой в два круга расположены микровилли, причем внутренние длиннее внешних. Корешок отсутствует, вместо него имеется электронно-плотное подбазальное тело. Сенсиллы этого типа присутствуют у *S. japonica*. Благодаря наличию двух кругов микровиллей они сходны с ресничными рецепторами *Actinoposthia beklemishevi*, *Anaperus biaculeatus*, *Aphanostoma virescens* (Райкова, 1989а, б) и *Isodiametra pulchra* (Pfistermüller, Tyler, 2002) и отличаются от *Nauploposthia opisthorchis*, где отсутствует внутренний круг микровиллей (Райкова, 1989а, б).

5. *Многоресничные сенсиллы с прямыми ресничками* несут венчик длинных прямых ресничек, лишенных корешков и микровиллей. Немного ниже уровня поверхности расположено очень крупное подбазальное тело, имеющее вид электронно-плотного цилиндра. Многоресничные сенсиллы с прямыми ресничками обнаружены у *Amphiscolops sp.*

6. *Многоресничные сенсиллы со скрученными ресничками.* Рецепторный отросток снабжен пучком спирально скрученных ресничек, имеющих наклон

к центру. Корешки ресничек отсутствуют. В цитоплазме имеется крупное электронно-плотное подбазальное тело в форме «ласточкиного гнезда». Сенсиллы этого типа обнаружены у *O. rubropunctata*.

Рецепторы двух последних типов отличаются от многоресничных сенсилл других видов Acoela. В первую очередь, их реснички лишены корешков, в обоих случаях их заменяет одно очень крупное подбазальное тело. Второе отличие заключается в том, что сенсиллы этих видов не связаны с секреторными клетками и, следовательно, не образуют сенсорно-железистых органов, в отличие от рецепторов, описанных Н.В. Поповой, Ю.В. Мамкаевым (1987) и О.И. Райковой (1989а, б).

Три типа сенсорных образований (одноресничные сенсиллы с тонким корешком и микровиллями, многоресничные сенсиллы с подбазальным телом и прямыми ресничками и многоресничные сенсиллы со скрученными ресничками) описываются у Acoela впервые.

5.2. Центральная нервная система. Центральная нервная система бескишечных турбеллярий была изучена на примере двух видов – *Archaphanostoma agile* и *Otocelis rubropunctata*. У обоих видов она представлена церебральным мозгом и продольными нервными стволами.

Мозг бескишечных турбеллярий состоит из тел нервных клеток и их отростков, образующих нейропилль. В мозге *A. agile* и *O. rubropunctata* нейропилль располагается в центре, а тела нейронов – на периферии. Такой топографией мозга эти виды напоминают *Actinoposthia beklemishevi* (Райкова, 1989а, б), *Convoluta convoluta* (Голубев, 1982, 1986; Попова, 1987) и некоторые другие виды. И с другой стороны, этим они отличаются от *Haploposthia opisthorchis*, в мозге которой нейропилль занимает периферическое положение, а тела нейронов – центральное (Райкова, 1989а, б). Следует учесть, что в отличие от всех предыдущих видов со стволовой нервной системой, *H. opisthorchis* обладает диффузным нервным плексусом, залегающим в основном выше мускулатуры (Мамкаев, 1967). Таким образом, ультраструктура мозга Acoela коррелирует с типом нервной системы и степенью ее погружения.

У каждого из изученных видов нервные клетки мозга сходны между собой по размеру и ультраструктуре и могут быть отнесены к одному типу. Большинство авторов выделяют в мозге Acoela только один тип нейронов (Голубев, 1982, 1986; Райкова, 1989б). Только Н.В. Попова (1987) подразделяет нейроны мозга *C. convoluta* на два типа. У *A. agile* помимо нервных клеток на периферии мозга встречаются и секреторные. Последние по своей ультраструктуре напоминают нейроны II типа *C. convoluta* (Попова, 1987). Можно сделать вывод, что дифференцировка нервных клеток мозга Acoela находится еще в зачаточном состоянии.

Ультраструктура нейронов мозга двух исследованных видов различается. В нейронах *A. agile* ядерно-цитоплазматическое отношение довольно высокое, и цитоплазма образует узкий ободок вокруг ядра. У *O. rubropunctata*, напротив, размер ядра невелик, и основной объем нейрона

занимает цитоплазма. Число клеточных органелл в нейронах всех видов невелико, и часто они сконцентрированы в небольших участках цитоплазмы.

Бросается в глаза присутствие в мозге бескишечных турбеллярий большого числа «посторонних» клеток, не имеющих отношения к нервной системе. Поскольку ганглий морфологически не отграничен от паренхимы, отростки паренхимных клеток свободно проникают между нейронами. Также через мозг проходят мышечные волокна, поддерживающие статоцист.

В целом ультраструктура мозга и нервных стволов *A. agile* и *O. rubropunctata* вполне соответствует представлениям о примитивности нервного аппарата Асоела. Такая точка зрения подтверждается однотипностью нейронов мозга, их слабой интегрированностью, небольшим количеством органелл в нейроплазме, редкостью синапсов и наличием в мозге «посторонних» элементов (паренхимных и мышечных клеток).

ГЛАВА VI. УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ

6.1. Яйцеклетки и дополнительные клетки. У четырех исследованных видов (*Archaphanostoma agile*, *Otocelis rubropunctata*, *Symsagittifera japonica* и *Amphiscolops sp.*) были обнаружены яйцеклетки на разных стадиях созревания. Это объясняется различиями в жизненном цикле и асинхронности формирования половой системы в онтогенезе данных видов.

Ооциты на наиболее ранней стадии развития встречены у *S. japonica*. Они характеризуются крайне малым количеством желтка, отсутствием первичной оболочки, формирующих ее гранул и дополнительных клеток. Такие яйцеклетки, вероятно, соответствуют «большим превителлогенным ооцитам», описанным у *Actinoposthia beklemishevi* О.И. Райковой (1989а).

Более зрелые яйцеклетки целиком окружаются дополнительными клетками (accessory cells), многочисленные отростки которых проникают в инвагинации их оболочек. Ооциты увеличиваются в размерах, растет объем ядра и ооплазмы. Ооплазма богата желточными гранулами, появляются гранулы, формирующие оболочку яйца. На отдельных участках оолеммы появляется первичная оболочка. По мере созревания яйцеклеток дополнительные клетки начинают разрушаться и подвергаться фагоцитозу со стороны клеток паренхимы. Причем если у *A. agile* к началу деградации дополнительных клеток первичная оболочка уже формируется, то у *O. rubropunctata* ее образование явно отстает от процесса автолиза дополнительных клеток (Zabotin, Golubev, 2008; Заботин, Голубев, 2010).

В ооплазме зрелых яйцеклеток желточные гранулы очень многочисленны, а количество формирующих оболочку гранул снижается. Последние вступают в тесный контакт с оолеммой, что наблюдалось у *Amphiscolops sp.* Вероятно, эти гранулы изливают на поверхность клетки свое содержимое, и таким способом формируется первичная оболочка. По-видимому, у данного вида ключевую роль в ее образовании играют именно гранулы внутри самих ооцитов, а не внешние дополнительные клетки.

Происхождение дополнительных клеток еще остается невыясненным. По мнению О.И. Райковой (1989а), дополнительные клетки являются абортивными ооцитами и выполняют защитную или трофическую функцию. Этой точки зрения придерживается и Ю.В. Мамкаев (1967), назвавший такие клетки «фолликулярными». Однако, на наш взгляд, не исключена вероятность того, что эти клетки являются особыми специализированными клетками паренхимы. В пользу этого свидетельствуют обнаруженные в их цитоплазме пищеварительные вакуоли и ультраструктурное сходство этих клеток с секреторными клетками в паренхиме *A. agile*.

Наши исследования выявили существенные различия в ультраструктуре ооцитов и составе их включений у изученных видов Acoela. Например, если у *Isodiametra pulchra* гранулы, формирующие оболочку, появляются раньше, чем желточные гранулы, и встречаются чаще (Chandler et al., 1992), то у *S. japonica* ситуация обратная – они появляются позже и попадают реже. У *I. pulchra* гранулы, формирующие оболочку, плотнее желточных (Chandler et al., 1992), а у всех четырех изученных нами видов более электронно-плотными являются именно желточные гранулы. Последние различаются по размеру, характеру расположения, а также наличию или отсутствию электронно-прозрачного ободка. Так, желточные гранулы у *O. rubropunctata* и *S. japonica* имеют ободок, у *A. agile* лишены его, а у *Amphiscolops sp.* присутствуют оба варианта.

Все вышеизложенное позволяет сделать предположение о таксономической роли ультраструктурных особенностей яйцеклеток бескишечных турбеллярий, однако для проверки этой гипотезы необходимы дальнейшие исследования других видов этой группы.

6.2. Бурсы и их наконечники. Ультраструктура женских копулятивных органов исследована нами на примере *Symsagittifera japonica* и *Amphiscolops sp.* Бурса *S. japonica* представляет собой овальное мешковидное образование, расположенное в задней трети тела червя, и снабжена единственным слегка изогнутым наконечником, направленным вперед. На светооптическом уровне макроморфология половой системы *S. japonica* была описана К. Като (Kato, 1951, 1965). Ультраструктура полового аппарата изучена нами впервые. По нашим данным, стенка бурсы образована тремя тонкими слоями мышечных волокон: наружным кольцевым, промежуточным продольным и внутренним вторым кольцевым. Эпителиальная выстилка бурсы не была обнаружена. В полости бурсы плотно упакованы многочисленные сперматозоиды.

По своему строению бурса *S. japonica* сходна с бурсой близкого вида *S. schultzei* из-за наличия тонкой мышечной обкладки (Костенко, Мамкаев, 1990а). Однако мускулатура бурсы *S. japonica*, в отличие от предыдущего вида, представлена тремя слоями мышц, благодаря чему бурса четко обособлена от паренхимы. У двух других видов сагиттиферид – *S. psammophila* и *S. bifoveolata* – бурса лишена собственных стенок и представляет собой простую полость между клетками паренхимы. Более того,

у *S. bifeolata* копулятивный аппарат сильно редуцирован, например, мужской антрум отсутствует, и в связи с этим копуляция заметно упрощена (Костенко, Мамкаев, 1990а). Таким образом, женские копулятивные органы *S. japonica* устроены сложнее, чем у других представителей рода *Symsagittifera*.

Бурса *Amphiscolops sp.* имеет двуххлопадную форму и снабжена двумя наконечниками, направленными вперед и слегка изогнутыми навстречу друг другу. Первое описание полового аппарата *Amphiscolops sp.* было сделано Х. Минегиши (Minegishi, 1965). Нами была исследована ультраструктура наконечника бурсы. Каждый наконечник состоит из широких плоских клеток. Периферические участки этих клеток содержат ядра и характеризуются электронно-прозрачной, сильно вакуолизированной цитоплазмой. Периферическая и центральная части каждой клетки соединены тонкой перетяжкой. Между перетяжками клеток наконечника располагаются промежуточные клетки с прозрачной, бедной органеллами цитоплазмой. Цитоплазма центральных участков клеток, формирующих канал наконечника, заполнена электронно-плотным материалом – по всей вероятности, актиновыми волокнами. В просвете канала заметны скопления спермиев.

Наконечник бурсы *Amphiscolops sp.* можно отнести к массивному типу, т. к. для него характерны дифференцировка клеток на склеротизированные и промежуточные и отсутствие связи склеротизированных клеток со стенкой бурсы. Хотя у других бескишечных турбеллярий с массивными наконечниками – например, у *Philocelis cellata* (Brüggemann, 1985) и *Wulguru cuspidata* (Петров, 2007а) – промежуточные клетки были классифицированы как секреторные, у *Amphiscolops sp.* секреторных гранул в цитоплазме этих клеток нами не обнаружено. Вероятно, у данного вида промежуточные клетки выполняют иную функцию. Не считая этого отличия, ультраструктура наконечника бурсы *Amphiscolops sp.* вполне соответствует плану строения, характерному для конволютид, и подтверждает таксономическую специфичность этого признака в пределах семейства.

6.3. Сперматозоиды. В настоящей работе впервые описана ультраструктура сперматозоидов *Otocelis rubropunctata*, *Symsagittifera japonica* и *Amphiscolops sp.*, а также уточнены и дополнены сведения по ультраструктуре спермиев *Archaphanostoma agile*.

Сперматозоид *A. agile* характеризуется ярко выраженной наружной орнаментацией и наличием пары электронно-прозрачных продольных тяжей в хвостовом отделе (Рис. 1, а). Свободные микротрубочки занимают кортикальное положение, т.е. равномерно распределены по периферии спермия. Особенно необычной деталью является наличие у *A. agile* двух вариантов строения аксоном жгутиков. Кроме типичных аксоном (9+2) нами были обнаружены и аберрантные, структура которых может быть обозначена «нестандартной» формулой 9+4 (Заботин, 2009б; Заботин, Голубев, 2009а, б, в, г, 2010, 2011; Zabotin, 2009).

У *O. rubropunctata* в среднем отделе спермия свободные микротрубочки имеют вид четырех лент, расположенных в форме креста

вокруг центра спермия (Рис. 1, б). В хвостовом отделе они собираются в две маленькие группы, занимающие дистальное положение. Аксонемы жгутиков проходят по всей длине спермия и отличаются специфическим строением. Если в хвостовом и в среднем отделе они имеют формулу 9+2, то в проксимальном отделе обе центральных микротрубочки заканчиваются, и аксонема приобретает вид 9+0 (Заботин, Голубев, 2011).

В сперматозоиде *S. japonica* ядро наклонено под углом 45° к основной оси спермия (Рис. 2, а). В среднем отделе («шейке») присутствуют крупные округлые преломляющие гранулы. В дистальной части шейки микротрубочки занимают аксиальное положение, а в хвостовом отделе они расходятся к периферии клетки и занимают кортикальное положение. Аксонемы жгутиков имеют формулу 9+0 (Заботин, Голубев, 2009а, в, г, 2011; Zabotin, 2009).

Ядро сперматозоида *Amphiscolops* sp. сильно вытянуто в длину, иногда оно принимает форму синусоиды или спирали, что, вероятно, связано с процессом капацитации. Оно наклонено под углом 45° к основной оси спермия. В проксимальном отделе расположены крупные овальные образования средней электронной плотности, имеющие рыхлую, губчатую структуру (Рис. 2, б). Эти «губчатые тела» образуют обкладку вокруг ядра и по всей вероятности выполняют опорную функцию. В «головке» микротрубочки располагаются по бокам ядра в виде двух полуколец по 5 штук в каждом. В среднем отделе они объединяются в аксиальный цилиндр, а в хвостовом отделе он распадается на два пучка, которые расходятся к периферии клетки и занимают дистальное положение. Аксонемы жгутиков имеют формулу 9+0 (Заботин, 2010; Заботин, Голубев, 2011).

Несмотря на накопление большого объема данных по морфологии Acoela, систематика этой группы остается еще очень неустойчивой. Особенно запутанными были филогенетические отношения внутри семейства Convolutidae Graff 1905. Долгое время к нему причислялись различные виды бескишечных турбеллярий, зачастую морфологически несходные между собой, и среди них – *A. agile* (ранее известная как *Baltalimania agile*) и *S. japonica* (ранее – *Convoluta japonica*). Со временем, о чем пойдет речь ниже, была проведена таксономическая ревизия этого явно гетерогенного таксона, и оба этих вида попали в разные семейства.

А.Г. Костенко и Ю.В. Мамкаев (1990а, б) выделили из состава Convolutidae новое семейство Sagittiferidae Kostenko et Mamkaev 1990, куда был включен вид *S. japonica*. Для спермиев четырех видов из этого семейства характерно аксиальное расположение микротрубочек и формула аксонемы жгутика 9+0 (Hooge et al., 2002; Hooge, Tyler, 2006). Такое же строение имеют сперматозоиды *S. japonica* (Заботин, Голубев, 2011). Таким образом, ультраструктура сперматозоидов подтверждает монофилетичность семейства Sagittiferidae и принадлежность к нему *S. japonica*.

Следующим важным этапом выяснения систематических отношений внутри Acoela стало выделение из состава Convolutidae еще одного нового семейства – Isodiametridae Hooge et Tyler 2005. Решающим аргументом в

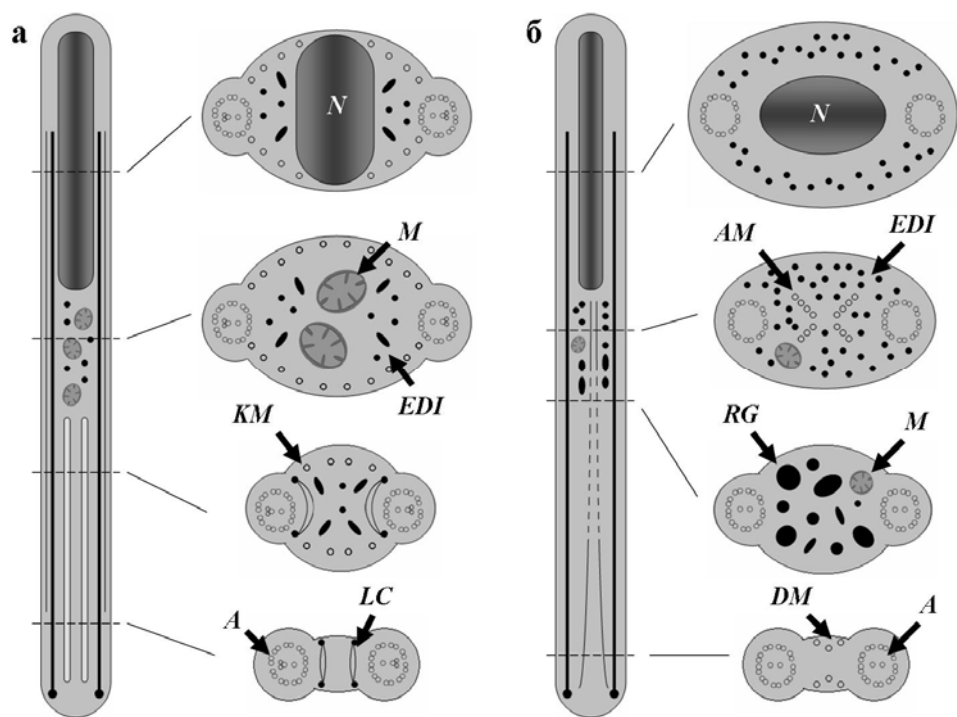


Рис. 1. Схематическая реконструкция сперматозоидов: а – *Archaphanostoma agile*; б – *Otocelis rubropunctata*.

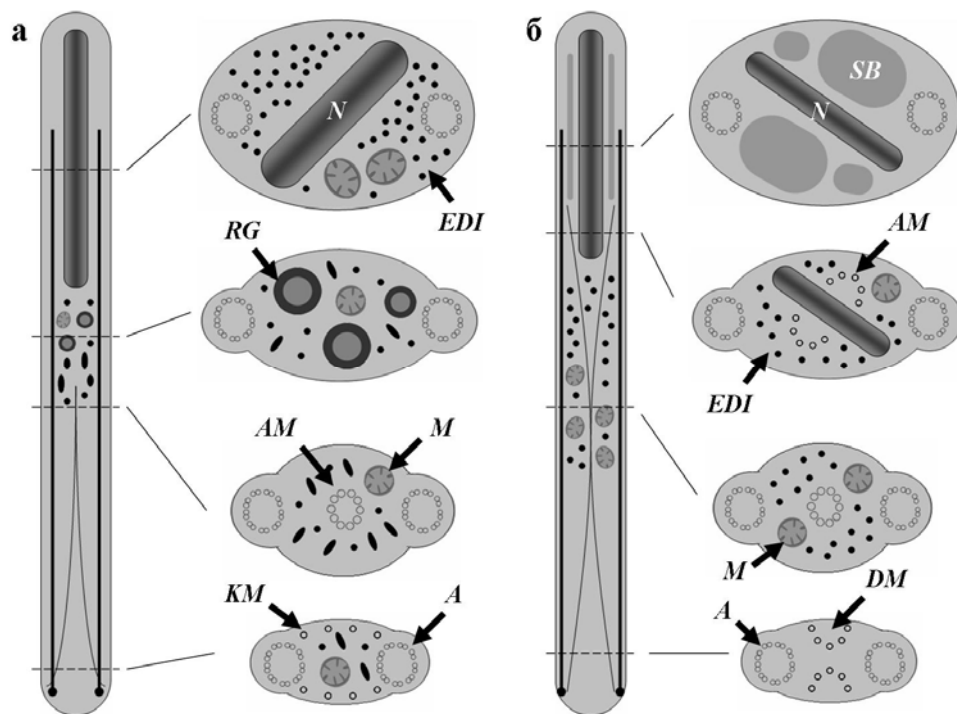


Рис. 2. Схематическая реконструкция сперматозоидов: а – *Symsagittifera japonica*; б – *Amphiscolops sp.*

Обозначения на рисунках 1-2: А – аксонема жгутика, АМ – аксиальные микротрубочки, ДМ – дистальные микротрубочки, ЕДИ – электронно-плотные включения, ЕО – наружная орнаментация, КМ – кортикальные микротрубочки, ЛС – продольные тяжи, М – митохондрия, N – ядро сперматозоида, RG – преломляющие гранулы, SB – губчатые тела.

пользу такого разделения стали существенные различия в ультраструктуре сперматозоидов двух этих таксонов (Petrov et al., 2004; Петров, 2007a).

В семейство Isodiametridae был отнесен и вид *A. agile*. Впервые тонкое строение сперматозоидов этого вида было описано О.И. Райковой (1989a). По ультраструктурным признакам спермиев (формула аксонемы 9+2, расположение микротрубочек кортикальное) он сходен с изодиаметридами. Правильность такого шага подтверждает и обнаруженная нами наружная орнаментация сперматозоидов *A. agile* – признак, который А.А. Петров (2007a) считает характерным для всех представителей этого семейства. Однако наряду с типичными сперматозоидами *A. agile* с «классической» формулой строения аксонем 9+2 нами обнаружены и такие, аксонема которых построена по формуле 9+4 (Заботин, Голубев, 2009б). Такую изменчивость строения аксонемы следует принять во внимание при дальнейших филогенетических построениях внутри семейства Isodiametridae.

Еще одной группой со сложной таксономической ситуацией является семейство Otocelididae Westblad 1948. Диагностическим признаком для этого семейства Э. Вестблад считал положение женского полового отверстия (вагины) позади мужского копулятивного органа (Westblad, 1948). Однако этот признак встречается также у ряда других видов Acoela и, по мнению большинства авторов, не может быть признан синапоморфией для этого семейства (Мамкаев, 1967; Dörjes, 1968; Hooge et al., 2002; Hooge, Tyler, 2005; Hooge, Rocha, 2006). Ю.В. Мамкаев (1967) предложил включить отоцелидид в семейство Convolutidae из-за сходства в строении репродуктивной системы.

Сперматозоиды *O. rubropunctata* по своей ультраструктуре имеют сходство со спермиями некоторых других видов отоцелидид. «Крестообразной» конфигурацией аксиальных микротрубочек они напоминают спермии *Philocelis brueggemanni*, а строением аксонемы жгутика, имеющей формулу 9+2 в дистальной части и 9+0 в проксимальной – спермии *Notocelis gullmarensis* (Петров, 2007a).

Недавно было предложено переместить два рода отоцелидид *Haplocelis* и *Otocelis* в семейство Isodiametridae (Hooge, Rocha, 2006). Авторы объясняют свое решение тем, что для представителей двух этих родов характерны синапоморфии изодиаметрид – мускулистый изодиаметрический пенис, состоящий из мышечных волокон, не образующих анастомозов, и ввернутый в мускулистый семенной пузырь (Hooge, Tyler, 2005). При этом систематическое положение родов *Philocelis* и *Notocelis* остается неясным. К сожалению, не для всех видов отоцелидид описана ультраструктура сперматозоидов, но у *Ph. karlingi* (Hendelberg, 1977), *Ph. brueggemanni*, *N. gullmarensis*, *O. sandara* (Петров, 2007a) и *O. rubropunctata* (Заботин, Голубев, 2011) она явно отличается от таковой изодиаметрид. Пожалуй, особенно необычно строение аксонемы *N. gullmarensis* и *O. rubropunctata*, формула которой меняется с 9+2 в дистальной части на 9+0 в проксимальной. Это лишний раз свидетельствует о разнородности семейства Otocelididae и необходимости его ревизии. На наш взгляд, перемещение рода *Otocelis* в семейство Isodiametridae преждевременно.

У нескольких видов рода *Amphiscolops* из семейства Convolutidae аксонемы жгутиков имеют формулу 9+0, а микротрубочки занимают аксиальное положение, что характерно для конволутид (Hooge et al., 2002; Hooge, Tyler, 2006; Achatz et al., 2010). Изученный нами вид фигурирует под названием *Amphiscolops sp.* в «Новой иллюстрированной энциклопедии фауны Японии», где его описание сделано Х. Минегиши (Minegishi, 1965). По формуле аксонем жгутиков (9+0) *Amphiscolops sp.* сходен с другими конволутидами, однако отличается наличием в проксимальном отделе опорных «губчатых тел».

Суммируя литературные и оригинальные данные, общие тенденции в эволюции мужских половых клеток Acoela можно представить следующим образом. У представителей более примитивных семейств (например, Isodiametridae) микротрубочки занимают кортикальное положение, а аксонема имеет стандартную формулу 9+2 (Hooge, Tyler, 2005). У высших ацел (Convolutidae и Sagittiferidae) микротрубочки погружаются в цитоплазму и занимают аксиальное положение, а аксонема приобретает формулу 9+0 (Петров, 2007а; Achatz et al., 2010). Переходное состояние, на наш взгляд, демонстрируют спермии отоцелидид *Ph. brueggemanni* (Петров, 2007а) и *O. rubropunctata* (Заботин, Голубев, 2011), у которых аксонема начинается как 9+2, но заканчивается как 9+0.

Интересно отметить, что сперматозоиды Acoela в ходе эволюции утрачивают наружную орнаментацию (она присутствует только у изодиаметрид), что, вероятно, связано с облегчением скольжения половых клеток между клетками паренхимы. Для достижения этой цели и укрепления внутренней архитектуры спермиев в процессе эволюции появляются и другие опорные образования, такие как пара продольных тяжей в хвостовом отделе *A. agile* и «губчатые тела» у *Amphiscolops sp.*

У большинства животных аксонемы жгутиков сперматозоидов устроены по «классической» схеме 9+2, однако в пределах ряда групп наблюдаются отклонения от этой формулы – например, у большинства плоских червей (Ehlers, 1985) и ряда групп членистоногих (Реунов, Малахов, 1993; Дроздов, Иванков, 2000). Тем не менее, такого разнообразия строения аксонем сперматозоидов, как у бескишечных турбеллярий (9+2, 9+1, 9+0, а по нашим данным и 9+4) пока не обнаружено ни в одной другой группе животных. Следует подчеркнуть, что в отличие от малоподвижных спермиев скорпионов, пауков и протур (Реунов, Малахов, 1993), спермии Acoela с необычными аксонемами полностью сохраняют способность к активному передвижению и добираются до яйцеклеток самостоятельно. Вероятно, такие аксонемы возникли у Acoela в результате случайной мутации, однако не были «забракованы» естественным отбором, поскольку этот признак не оказался вредным и никак не отразился на двигательной активности жгутиков. Подобные примеры подтверждают роль случайных аномалий в ходе эволюционного процесса.

Полученные нами данные свидетельствуют о значительно большем ультраструктурном разнообразии сперматозоидов бескишечных турбеллярий,

чем предполагалось ранее. Учитывая примеры изменчивости формулы аксонемы у пикногонид (Deurs, van, 1974), наличие у сперматозоидов ацелы *A. agile* аберрантных (9+4) аксонем наряду с типичными (9+2) уже не кажется невероятным. Вполне возможно, что в данном случае мы имеем дело с примером внутривидовой изменчивости на клеточном уровне.

6.4. Сперматогенез. Процесс сперматогенеза был исследован нами на примере двух видов Acoela – довольно примитивного вида *Archaphanostoma agile* и более высокоорганизованного вида *Convoluta convoluta*.

Сперматогенез двух этих видов имеет некоторые общие особенности. К ним относится позднее появление жгутиков (на стадии сперматиды), характерное для большинства модифицированных спермиев беспозвоночных (см. Реунов, Малахов, 1993). Исключение составляет бескишечная турбеллярия *Haploposthia opisthorchis*, у которой жгутики образуются еще на стадии сперматогоний или сперматоцитов (Райкова, 1989а).

В ходе нашего исследования был доказан факт наличия у *A. agile* и *C. convoluta* инвертированных жгутиков. Это подтверждается обнаружением на кончике хвостового отдела сперматиды (и, соответственно, спермия) кинетосом жгутиков. Такое положение жгутиков характерно для большинства турбеллярий (Hendelberg, 1974, 1977, 1986; Justine, 1991) и практически для всех Acoela (Райкова, 1989а; Петров, 2007а). Лишь у нескольких видов Acoela (например, у *Actinoposthia beklemishevi*) описаны неинвертированные жгутики (Райкова, 1989а).

Ультраструктура зрелых сперматозоидов *C. convoluta* была впервые описана Ю.В. Мамкаевым и В.П. Ивановым (1970). По их данным, аксонема жгутика у этого вида имеет формулу 9+0, а свободные микротрубочки занимают аксиальное положение. В связи с этим обратим внимание на некоторые необычные особенности сперматогенеза, выявленные в ходе настоящего исследования. На кончике «хвостика» сперматиды *C. convoluta* перед кинетосомами в аксонемах жгутиков были обнаружены две очень короткие центральные микротрубочки, которые быстро заканчиваются. Весьма неожиданным оказалось также обнаружение в сперматиде *C. convoluta* не аксиальных микротрубочек, а кортикальных. И лишь в сформированных сперматозоидах они объединяются в аксиальный цилиндр (Чернова, Заботин, Голубев, 2010). Для сравнения отметим, что у *A. agile* микротрубочки занимают кортикальное положение как на стадии сперматиды, так и в сформированных спермиях (Заботин, Голубев, 2009б).

Таким образом, мы имеем дело с интересными примерами рекапитуляции на клеточном уровне. У созревающих сперматид высшей ацелы *C. convoluta* проявляются ультраструктурные особенности сперматозоидов более примитивных ацел – аксонема 9+2 и кортикальное положение микротрубочек. В сформированных спермиях *C. convoluta* эти детали уже не отмечаются. Этот факт еще раз подтверждает предположение о том, что в ходе эволюции спермиев Acoela происходит смена формулы аксонемы с 9+2 на 9+0, а кортикальных микротрубочек на аксиальные.

ГЛАВА VII. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ASCOELA И ИХ МЕСТО В СИСТЕМЕ BILATERIA

В данной, заключительной главе проводится анализ основных гипотез происхождения бескишечных турбеллярий и различных точек зрения на их филогенетическое положение в животном царстве на основании литературных и собственных данных. Условно все эти взгляды можно объединить в две взаимоисключающие концепции – прогрессивного и регрессивного эволюционного развития Acoela.

Сторонники первой концепции производят бескишечных турбеллярий либо от неотенических планул кишечнотелостных (Graff, 1891; Nyman, 1951; Беклемишев, 1937, 1944, 1964), либо от гипотетической фагоцителлы (Мечников, 1877; Иванов, 1968, 1971; Мамкаев, 1967, 1984, 1991; Иванов, Мамкаев, 1973). В обоих случаях предком Bilateria считается организм, состоящий из кинетобласта и фагоцитобласта, лишенный кишечника и протонефридиев, обладающий примитивной нервной системой в виде эпидермального плексуса и диффузно рассеянными в паренхиме мужскими и женскими половыми клетками. По общему плану строения этот организм очень напоминает примитивных представителей бескишечных турбеллярий.

Сторонники идеи вторичного упрощения Acoela также разработали множество разнообразных гипотез их происхождения. И в этом случае за архетип Bilateria принимаются либо целомические животные (Remane, 1950, 1958, 1967; Remane et al., 1989; Ах, 1961, 1963; Малахов, 2004а, б; Malakhov, 2004), либо гастрееобразные организмы (Naesckel, 1872, 1874; Karling, 1940; Ливанов, 1955, 1970; Федотов, 1966), либо более высокоорганизованные турбеллярии (Lang, 1884; Ehlers, 1985, 1986, 1995).

Не только ацелы, но и многие другие группы турбеллярий предлагались разными авторами в качестве «архетипа» плоских червей – например, поликлады (Lang, 1884), макростомиды (Ах, 1963), катенулиды (Karling, 1940; Ehlers, 1985) или немертодерматиды (Lundin, Hendelberg, 1998). Тем не менее, сравнительно-анатомические и эмбриологические данные свидетельствуют о том, что из всех плоских червей, скорее всего, именно Acoela являются наиболее близкими по своей организации к предкам Bilateria. На сегодняшний день наиболее обоснованной представляется теория происхождения Acoela от фагоцителлообразного предка, предложенная И.И. Мечниковым (Мечников, 1877; Metschnikoff, 1886) и доработанная А.В. Ивановым и Ю.В. Мамкаевым (Иванов, 1968, 1971; Иванов, Мамкаев, 1973). Новые ультраструктурные особенности Acoela, выявленные в ходе настоящей работы, на наш взгляд, подтверждают эту точку зрения и свидетельствуют в пользу изначальной примитивности и прогрессивного развития этого таксона, а не вторичной деградации.

При изучении эпидермиса, паренхимы, нервной и половой системы Acoela обращает на себя внимание удивительно большое число вариантов строения этих образований. Вероятно, поиск новых путей эволюционного развития привел к появлению богатого разнообразия ультраструктурных

признаков у этой группы. Такая «неустойчивость» организации является важным свидетельством первичной примитивности этой группы беспозвоночных, что вполне укладывается в рамки концепции о том, что в примитивных таксонах морфологическое разнообразие значительно выше, чем в высокоорганизованных (Мамкаев, 1984).

В заключение уместно вернуться к проблеме обоснованности отделения бескишечных турбеллярий (вместе с немертодерматидами) от типа плоских червей, как это предлагалось многими молекулярными биологами (Ruiz-Trillo et al., 1999; Baguña et al., 2001; Baguña, Riutort, 2004). В последнее время этой же точки зрения стали придерживаться и некоторые нейробиологи. Так, Е.А. Котикова и О.И. Райкова (Котикова, Райкова, 2007, 2008; Котикова, 2009) на основе иммуноцитохимических данных пришли к выводу, что церебральный ганглий Acoela и Plathelminthes сформировался независимо, и предложили разделить два этих типа. Однако в ходе данного электронно-микроскопического исследования нам не удалось обнаружить принципиальных различий в ультраструктуре нервного аппарата, которые могли бы служить основанием для выведения бескишечных турбеллярий из состава типа плоских червей.

Еще одной важной морфологической чертой, отличающей Acoela от остальных плоских червей, часто считается отсутствие у них выделительной системы. На основании этого У. Йонделиус с соавторами (Jondelius et al., 2002) предложили объединить всех билатерий, кроме Acoela и Nemertodermatida, в таксон Nephrozoa, считая его синапоморфией наличие протонефридиев. В этом случае следует иметь в виду, что строение протонефридиев в разных группах животных существенно различается (Беклемишев, 1964; Мамкаев, 1989), что делает вполне вероятным их независимое возникновение в разных таксонах, а потому вряд ли этот признак можно считать синапоморфией всех высших Bilateria.

По нашему мнению, таксон Acoelomorpha следует сохранить в ранге подтипа в составе типа Plathelminthes, как это было предложено У. Элерсом (Ehlers, 1985). Но при этом, в отличие от У. Элерса, мы полагаем, что именно Acoelomorpha (а не Catenulida или другие группы турбеллярий) должны занимать базальное положение в составе этого типа.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Организация бескишечных турбеллярий характеризуется богатым морфологическим разнообразием, сочетая в себе как плезиоморфные признаки (свидетельствующие о близости этой группы к предкам Bilateria), так и апоморфные (черты специализации). Особенности, которые могли бы свидетельствовать о вторичном регрессе этой группы, в ходе данного исследования не обнаружено.

2. Трансмиссионная электронная микроскопия не позволяет выявить принципиальных ультраструктурных различий, которые могли бы служить основанием для отделения Acoela от типа Plathelminthes.

3. Обнаружены новые прогрессивные черты организации Acoela: появление центрального синцития с мышечной обкладкой, дифференцировка мускулатуры на гладкую и косоисчерченную, усиление наружного каркаса из корешков ресничек за счет подстилающих вакуолей.

4. При всем многообразии рецепторных образований (в частности, наличии шести типов поверхностных сенсилл, три из которых описаны впервые), нервная система бескишечных турбеллярий еще обладает многими примитивными особенностями.

5. Ультраструктура яйцеклеток и особенности оогенеза Acoela являются видоспецифичными признаками и могут быть использованы для филогенетических построений.

6. Сперматозоиды бескишечных турбеллярий семейств Isodiametridae, Sagittiferidae и Convolutidae характеризуются ультраструктурными особенностями, специфичными для каждого из этих таксонов. Помимо формулы аксонемы и положения свободных микротрубочек, к ним относятся наружная орнаментация и дополнительные опорные образования. Ультратонкое строение половой системы подтверждает сестринское положение семейств Sagittiferidae и Convolutidae и гетерогенность семейства Otocelididae, нуждающегося в ревизии.

7. У *Archaphanostoma agile* отмечена необычная внутривидовая изменчивость строения аксонем жгутиков, которые присутствуют в двух вариантах – типичном (9+2) и аберрантном (9+4), что необходимо учесть при дальнейших систематических построениях.

8. Особенности сперматогенеза *Convoluta convoluta* подтверждают гипотезу о смене аксонемы с 9+2 на 9+0 и кортикальных микротрубочек на аксиальные в ходе эволюции спермиев Acoela.

РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Заботин Я.И. Некоторые особенности ультраструктуры бескишечных турбеллярий (Acoela) // Итоговая научно-образовательная конференция студентов Казанского государственного университета 2007 года: сборник тезисов. – Казань: Казанский государственный университет, 2007. – С. 4-5.

2. Заботин Я.И. К ультраструктуре мозга, эпидермиса и мускулатуры бескишечных турбеллярий (Acoela) / Заботин Я.И., Голубев А.И. // Биоразнообразие беспозвоночных животных: сборник материалов II Всероссийской молодежной школы-семинара с международным участием, г. Томск, 24-26 октября 2007 г. – Томск: Дельтаплан, 2007. – С. 75-80.

3. Zabotin Y.I. Ultrastructural morphology of acoel turbellarian *Archaphanostoma agile* (Acoela) / Zabotin Y.I., Golubev A.I. // Building the Future in Biology "Bio-News": Proceedings of the First Interuniversity Conference on Modern Biology, November 24th, 2008, Faculty of Biology and Soil Sciences, Kazan State University. – Kazan, 2008. – P. 12.

4. Заботин Я.И. Особенности ультраструктуры эпидермиса и паренхимы бескишечных турбеллярий (Acoela) // Актуальные вопросы современной науки:

сборник научных трудов, вып. 6, кн. 1. – Новосибирск: ЦРНС: «СИБПРИНТ», 2009а. – С. 36-42.

5. Zabotin Y.I. Fine structure of reproductive cells in acoel flatworms (Acoela) and their significance for systematics // Abstracts of the 13th annual Symposium for Biology Students in Europe: “SymBioSE 2009. Biology: Expansion of Borders”, Kazan, 30 July – 8 August, 2009. – Kazan: Kazan State University, 2009. – P. 124.

6. Заботин Я.И. Ультраструктура половой системы бескишечных турбеллярий (Acoela) и проблемы их систематики / Заботин Я.И., Голубев А.И. // X Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов, г. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009 г. – Владивосток: Дальнаука, 2009а. – С. 141-142.

7. Заботин Я.И. Ультраструктура сперматозоидов бескишечной турбеллярии *Archaphanostoma agile* (Acoela) / Заботин Я.И., Голубев А.И. // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. – 2009б. – Т. 151. – Кн. 2. – С. 84-94.

8. Заботин Я.И. Сравнительная морфология бескишечных турбеллярий из семейств Isodiametridae и Sagittiferidae / Заботин Я.И., Голубев А.И. // Актуальные вопросы современной науки: сборник научных трудов, вып. 9, кн. 1. – Новосибирск: ЦРНС, 2009в. – С. 6-12.

9. Заботин Я.И. Морфологическое разнообразие бескишечных турбеллярий (Acoela) / Заботин Я.И., Голубев А.И. // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья: материалы V Поволжской Гидроэкологической конференции, г. Казань, 29-30 октября 2009 г. – Казань: Казанский государственный университет, 2009г. – С. 36-39.

10. Заботин Я.И. Ультраструктурные особенности и систематическое положение бескишечной турбеллярии *Archaphanostoma agile* (Acoela) // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: материалы докладов всероссийской научной конференции с международным участием, г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 16-20 ноября 2009 г. – Сыктывкар, 2009б. – С. 49-50.

11. Чернова Е.Е. Ультраструктура сперматозоидов и особенности сперматогенеза бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Acoela) / Чернова Е.Е., Заботин Я.И., Голубев А.И. // III Всероссийский с международным участием конгресс студентов и аспирантов-биологов «Симбиоз-Россия 2010»: сборник тезисов, г. Нижний Новгород, 24-29 мая 2010 г. – Нижний Новгород, 2010. – С. 41.

12. Заботин Я.И. Проблемы таксономии бескишечных турбеллярий рода *Amphiscolops* (Acoela: Convolutidae) в Японии // Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова: тезисы докладов международной научной конференции и международной школы для молодых ученых, г. Иркутск, 20-25 сентября 2010 г. – Иркутск: Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2010. – С. 247.

13. Заботин Я.И. Новые данные по ультраструктуре половой системы бескишечной турбеллярии *Archaphanostoma agile* Белого моря / Заботин Я.И., Голубев А.И. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: материалы XI Всероссийской конференции с международным участием, г. Санкт-Петербург, 9-11 ноября 2010 г. – СПб.: ЗИН РАН, 2010. – С. 51-52.

14. Заботин Я.И. Ультраструктура сперматозоидов четырех видов бескишечных турбеллярий (Acoela) и ее значение для систематики / Заботин Я.И., Голубев А.И. // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 1. – С. 3-12.